

doi:10.13866/j.azr.2018.04.01

# 毛乌素沙地臭柏 (*Sabina vulgaris* Ant.) 光抑制响应 机制研究意义<sup>①</sup>

张金玲, 陈海鹏, 程达, 李玉灵

(河北农业大学林学院, 河北保定 071000)

**摘要:** 光抑制现象普遍存在于自然条件下生长的植物中, 为了物种的延续, 植物在长期的适应和进化过程中, 形成了多种光抑制防御机制。臭柏 (*Sabina vulgaris* Ant.) 是毛乌素沙地唯一的天然常绿针叶灌木, 在沙漠强光环境下完成更新, 其热耗散等光抑制防御机制必然发挥重要作用。通过简要综述植物光抑制现象, 以及强光下植物主要的光抑制防御机制, 对臭柏光抑制防御机制研究现状进行梳理和展望。总体而言, 有关臭柏光抑制防御机制的研究尚属初步探索阶段, 臭柏应对光抑制的生理机理和分子机制尚不明确, 从分子层面研究毛乌素沙地臭柏抵御光抑制的机制, 可揭示臭柏是如何通过光抑制防御机制来适应恶劣的沙漠环境。

**关键词:** 臭柏 (*Sabina vulgaris* Ant.); 光抑制; 热耗散; 叶黄素循环; 毛乌素沙地

臭柏 (*Sabina vulgaris* Ant.) 又名爬地柏、天山圆柏, 柏科圆柏属的一种常绿针叶匍匐灌木, 生命力极强, 适生范围广, 生态功能好, 药用价值高<sup>[1-4]</sup>。天然臭柏群落主要分布在欧洲南部、中亚及东亚的部分地区, 在我国, 主要分布在西北、华北的干旱、半干旱地区 (36~49°N, 86~116°E)<sup>[1,5]</sup>。主要地理分布带为阿尔泰山、天山、祁连山、贺兰山和阴山的亚高山地带, 以及毛乌素、浑善达克和青海环湖沙地, 气候以高原亚高山气候和典型温带大陆性季风气候为主, 土壤以栗 (棕) 钙土和风沙土为主<sup>[1,6]</sup>。按天然臭柏群落斑块面积 (总面积为 327.03 km<sup>2</sup>) 由大到小概括为 8 大片区: 新疆阿勒泰片区 (72.46%)、毛乌素沙地片区 (13.48%)、祁连山片区 (4.56%)、贺兰山片区 (4.10%)、阴山片区 (2.46%)、新疆天山片区 (1.66%)、浑善达克沙地片区 (0.86%) 和青海环湖沙地片区 (0.43%)<sup>[1,7]</sup>。其中, 毛乌素沙地地处中纬度北温带, 深居内陆, 远离海洋, 是一个自然、经济、社会的复合生态系统<sup>[2,8]</sup>。随着人类活动对毛乌素沙地环境的改变, 其生态脆弱性逐渐显现出来, 耕地沙化, 草场退化或被流沙侵占, 居民地和交通、水利和农牧业设施等均遭受风沙危害, 同时生态平衡也被破坏, 自然环境趋于恶化, 荒漠化迹象越来越明显<sup>[1,8-9]</sup>。荒漠化是当今世界面临的最严重的自然-经济-社会问题之一, 倍受国际社会关注<sup>[8,10-12]</sup>。毛乌素沙地作为北方防风固沙的重点试验区, 也是众多专家学者关心的热点地区, 因此, 对毛乌素沙地这一典型荒漠化地区的荒漠化防治和退化生态系统的植被恢复重建技术的研究不仅具有很强的代表性, 也是实现该区域可持续发展的重要途径之一<sup>[8,13-14]</sup>。

越明显<sup>[1,8-9]</sup>。荒漠化是当今世界面临的最严重的自然-经济-社会问题之一, 倍受国际社会关注<sup>[8,10-12]</sup>。毛乌素沙地作为北方防风固沙的重点试验区, 也是众多专家学者关心的热点地区, 因此, 对毛乌素沙地这一典型荒漠化地区的荒漠化防治和退化生态系统的植被恢复重建技术的研究不仅具有很强的代表性, 也是实现该区域可持续发展的重要途径之一<sup>[8,13-14]</sup>。

## 1 毛乌素沙地天然臭柏

毛乌素沙地海拔多为 1 100~1 300 m, 日照时数为 3 037.80~4 793.01 h, 年降水量为 270~395 mm (集中于 7—9 月, 占全年降水的 60%~75%)<sup>[1,15-17]</sup>, 气温的日、年较差大, 臭柏极易受到强光、干旱和低温的单一或多重胁迫<sup>[2]</sup>。而臭柏在毛乌素沙地生长良好, 平均株高为全国最高水平 (84.82 cm), 是毛乌素沙地唯一的天然常绿针叶灌木, 群落覆盖度一般为 70%~95%, 最高可达 100%, 多密集成片连绵分布, 根系发达, 枝叶繁茂, 耐风蚀沙埋; 臭柏无限生长的匍匐茎, 使其在毛乌素沙地形成了绝对优势的单优群落, 成为阻止流沙的

① 收稿日期: 2017-07-21; 修订日期: 2017-10-15

基金项目: 河北省自然科学基金 (C2011204096); 国家林业局林业公益性行业科研专项 (201404214)

作者简介: 张金玲 (1990-), 女, 博士研究生, 主要从事荒漠植物的生理生态研究。E-mail: zhang.jinling.anna@qq.com

通讯作者: 李玉灵。E-mail: liyuling0425@126.com

天然屏障<sup>[1,18]</sup>,不但具有防风固沙等生态功能,还有增加毛乌素沙地绿色景观的功能<sup>[2,19]</sup>。作为西北、华北干旱、半干旱沙区重要的“乡土树种”,臭柏对维护这些地区脆弱的生态系统具有重要意义。臭柏不仅是优良珍稀的荒漠化防治树种,也是北方城市常绿的园林绿化树种,近年来,随着生态文明建设的大力推行,备受学者关注,也取得了大量的研究成果<sup>[19-24]</sup>。

毛乌素沙地的臭柏实生苗在乌柳(*Salix cheilophila*)等植物的灌丛下萌发,幼龄时处于遮阴保护状态,光强较弱;随其生长,臭柏幼苗逐渐脱离乌柳的荫蔽直至完全暴露于强光之下,形成纯片灌林,而当初保护臭柏幼苗的“保姆植物”乌柳衰竭死亡<sup>[1,25]</sup>。在此过程中,臭柏幼苗经历了由弱光到强光的光强变化,期间必然要遭受强光胁迫,臭柏也必然会启动其光抑制防御机制,完成种群的更新,光抑制防御机制对维持臭柏的生存、生长意义重大<sup>[2,24]</sup>。如何从光合生理和分子水平上揭示臭柏的天然更新机制是一项具有重要意义的课题,这不仅可以保存臭柏优质种源、保护臭柏天然基因库,而且可以为臭柏在荒漠化土地造林、退化生态系统恢复和干旱、半干旱地区园林绿化的应用提供理论依据<sup>[2]</sup>。

## 2 植物光抑制

光合作用是植物的基础代谢过程,是地球上最重要的化学反应,是生物圈形成和运转的关键环节,也是人类社会生产发展的食物、能源和氧气的源泉<sup>[23]</sup>。光能是光合作用的能源和基本推动力,光能不足会限制光合作用,但光能过剩而超过光合作用的需要就会引起光合作用的光抑制,甚至光合机构的光破坏<sup>[2,26]</sup>。强光胁迫下光合天线色素对太阳光能的过量吸收造成光抑制,进而影响植物的光合生理代谢,虽然强光是引起植物产生光抑制的直接原因,但盐渍及季节变化引起的干旱和低、高温等胁迫,均会间接导致植物的光抑制<sup>[27-28]</sup>,光强,植株的年龄和叶片的类型、状态决定着叶片有无光胁迫及受到的光抑制程度<sup>[29]</sup>。光抑制有两种情况:一种是可恢复的,强光给叶提供超过光合作用所利用的光化学能,光合过程的超负荷引起更低的量子利用和更低的光合产量,常发生在阳生植物中,依赖能量耗散机制,主要发生在光系统 II (PS II) 的可逆失活,

与捕光天线复合物 LHC II (Light-harvesting complex II) 的可逆脱离有关;另一种是不可恢复的光破坏 (Photodamage),极高的辐射破坏光合色素和类囊体结构,常发生在阴生植物中,光合机构发生破坏,主要发生在 PS II 的不可逆破坏<sup>[26,29]</sup>,主要是指 PS II 反应中心复合体中核心组分 D1 蛋白的破坏、降解和净损失。又可分为两种情况,第一种情况是起源于 PS II 受体侧的光破坏:CO<sub>2</sub> 同化受阻,质体醌库完全还原,稳定的还原型 Q<sub>A</sub> - 很快积累,促进了三线态 P680 的形成,而三线态 P680 与 O<sub>2</sub> 作用形成单线态氧 (<sup>1</sup>O<sub>2</sub>)。<sup>1</sup>O<sub>2</sub> 是强氧化剂,它可以破坏附近的蛋白质和色素分子。D1 蛋白中的组氨酸残基 (His190、His195 和 His198) 可能是 <sup>1</sup>O<sub>2</sub> 攻击、破坏的位点,这种光破坏依赖于氧。并且,光破坏速率受 Q<sub>A</sub> 氧化还原状态控制 (普遍接受的想法)<sup>[26]</sup>。第二种情况是起源于 PS II 供体侧的光破坏:水氧化受阻,放氧复合体不能很快地把电子传递给反应中心,延长了 P680<sup>+</sup> 的寿命,P680<sup>+</sup> 也是强氧化剂,不仅能氧化破坏类胡萝卜素和叶绿素等色素,而且也能氧化破坏 D1 蛋白,这种光破坏在无氧条件下也可发生<sup>[26,30-31]</sup>。在栅栏薄壁组织的最上层,单个叶绿体的光破坏经常发生<sup>[29]</sup>。光抑制现象普遍存在于自然条件下生长的植物中,因此光抑制研究对农林科学及其生产具有重要意义<sup>[32-33]</sup>。

值得注意的是,关于光合机构的光破坏,近年来出现了一些明显不同的新观点。有学者研究发现,阻断 Q<sub>A</sub> 到 Q<sub>B</sub> 的电子传递而导致的 Q<sub>A</sub> 还原并不影响光破坏速率,即 PS II 的光破坏与 Q<sub>A</sub> 氧化还原状态无关<sup>[31]</sup>。还有一些学者认为光破坏并不起源于受体侧,而是原初破坏在放氧复合体,次级破坏在反应中心。放氧复合体中锰簇对阳光中的紫外光及黄光的吸收导致复合体的原初破坏,此时植物可以通过叶片运动和叶绿体运动躲避阳光,或者积累酚类物质来屏蔽 (screening) 紫外光或可见光,如花色素苷 (anthocyanin) 以及类胡萝卜素等酚类物质来减轻或防止这种原初光破坏;而捕光复合体吸收的过量光引起反应中心的次级光破坏,这种破坏下产生的活性氧抑制了 D1 蛋白的合成,即抑制光破坏了的 PS II 的修复,此时植物通过对活性氧的清除、依赖围绕 PS I 的循环电子流的非光化学猝灭 (qE) 以及光呼吸等耗散过量光能的途径来减轻或防止这样次级光破坏<sup>[26,34]</sup>。

### 3 植物光抑制防御机制

#### 3.1 光合机构的热耗散

为了物种的延续,植物在长期的适应和进化过程中,形成了多种减轻和抵御光抑制伤害的机制,如叶片和叶绿体的避光运动,光呼吸,活性氧清除系统,捕光天线色素的转换,酚类化合物(如花色素苷)的保护,非光化学耗散的增加,依赖叶黄素循环的热耗散,加速 D1 蛋白的周转等<sup>[26-28,32,35-37]</sup>。光抑制防御机制对植物的生存与正常生长发育至关重要,所以备受人们关注。其中,可以调节的光能热耗散尤其引人注目。据统计,在水分和光照充足时,植物以热的形式耗散掉吸收光的 50% 左右,而在干旱或其他胁迫条件下,热耗散的能量可达叶片吸收光能总量的 70% ~ 90%。光合机构的热耗散过程有效地保护了光合机构,因此热耗散被看作是光破坏防御的中心和基石<sup>[28,32]</sup>。

普遍认为植物的热耗散机制主要有三种<sup>[26]</sup>。一是依赖跨类囊体膜质子梯度的热耗散( $\Delta pH$ ),这一机制是以下两种热耗散过程运转的前提条件。二是依赖叶黄素循环的热耗散。叶黄素循环是高等植物中经常发生的几种叶黄素之间的循环转化。光照射叶绿体,光合电子传递,类囊体内 pH 值降低( $< 6.5$ )激活了脱环氧化酶<sup>[38]</sup>。在类囊体的横向质子梯度条件下,紫黄质(violaxanthin, V)在氧化还原系统谷胱甘肽/氧化谷胱甘肽(GSH/GSSG)和抗坏血酸/脱氧抗坏血酸(Asc/DHAsc)参与下,被还原为玉米黄质(zeaxanthin, Z)<sup>[29]</sup>。在黑暗或弱光下进行的 Z 向 V 的复原需要吸收氧并被环氧化酶、PSI 和 PSII 所催化<sup>[26]</sup>。三是依赖 PSII 反应中心可逆失活的热耗散。光系统 II 的光失活至少分两步进行,第一步是可逆的,第二步是不可逆的。从第一步逆转而重新活化不需要 D1 蛋白的重新合成,而从第二步逆转重新活化则需要 D1 蛋白的重新组合。可以看到叶黄素循环等光合色素系统的保护机制和 D1 蛋白的周转对光合机构的保护尤为重要<sup>[28,39]</sup>。

植物的热耗散机制存在着种间差异,且同种植物的不同时期,主要依赖的热耗散途径也不同<sup>[26]</sup>。通常,不同植物的热耗散强度和叶黄素循环色素的含量对强光胁迫的响应相似,即依赖叶黄素循环的热耗散是植物中关键的热耗散机制,但在保护光合

机构免遭光破坏的主要热耗散机制上也存在着种间差别,如小麦主要依赖叶黄素循环的热耗散,但大豆的主要保护机制很可能是依赖 PSII 反应中心可逆失活的热耗散。同一种植物的不同时期,保护光合机构免于光破坏的不同热耗散机制的相对贡献也有所不同,如刚刚完全展开的小麦叶片主要依赖跨类囊体膜质子梯度的热耗散机制,而依赖叶黄素循环的热耗散机制处于次要地位;在小麦衰老叶片中则相反<sup>[26,40]</sup>。

#### 3.2 光合色素系统光抑制防御机制

3.2.1 叶绿素循环 高等植物的光合色素主要由叶绿素和类胡萝卜素两大类色素组成,叶绿素主要由叶绿素 a(Chla)和叶绿素 b(Chlb)组成。大部分的 Chla 和全部的 Chlb 是光系统天线复合体的重要组成成分,其作用是吸收和传递光能,而少量的 Chla 作用是转化光能。Chla 经叶绿素酸酯 a 水解后形成脱植基 Chla,然后在脱植基 Chla 加氧酶(chlorophyll a oxygenase, CAO)连续两次的催化下形成叶绿素酸酯 b,叶绿素酸酯 b 再形成 Chlb; Chlb 在 NADPH - 依赖的 Chlb 还原酶和铁氧还原蛋白依赖的羟甲基 - 叶绿素还原酶的催化下重新合成 Chla。Chla 和 Chlb 之间的相互转化被称为“叶绿素循环”<sup>[41-43]</sup>。研究表明,逆境胁迫下 Chla/Chlb 的调节对植株适应不良环境具有重要作用<sup>[42,44]</sup>。光能过剩时,植物减少 Chlb 含量,减少对光能的捕捉和吸收;而光照不足时,植物增加 Chlb 含量,捕捉更多的光能,保证植物的光合产量<sup>[2]</sup>。叶绿素两大组分含量的比值(Chla/Chlb)和总量(Chla + Chlb)在一定程度上反映出整个光系统对光量子的捕获和利用状况以及植物处于特定环境下承受潜在光胁迫的程度。叶绿素循环作为植物对不同光环境作出的即时响应,是植物光抑制防御机制之一<sup>[2,22]</sup>。大量研究表明,光强越强,Chla 含量和 Chla/Chlb 越高,Chlb 和 (Chla + Chlb) 的含量越低,叶绿素循环越活跃<sup>[2, 23, 45-47]</sup>。

3.2.2 叶黄素循环和类胡萝卜素 类胡萝卜素是植物光合作用的辅助色素,同时也被称为保护色素,主要包括胡萝卜素(carotenoids, Car)和叶黄素类(xanthophylls, Xan),Xan 是植物叶绿体内最丰富的色素。胡萝卜素主要由  $\alpha$  - 胡萝卜素( $\alpha$  - Car)和  $\beta$  - 胡萝卜素( $\beta$  - Car)组成,二者互为异构体。 $\alpha$  - Car 的羟化产物为 Xan,  $\beta$  - Car 在保护光系统 I



(PSI) 免受光破坏上发挥着重要的作用<sup>[26,43,48]</sup>。Xan 是类胡萝卜素中含有氧的一组多萜类的总称,是胡萝卜素的氧化衍生物,包括双环氧的紫黄质(violaxanthin, V)、环氧玉米黄质(antheraxanthin, A)、玉米黄质(zeaxanthin, Z)、叶黄质(lutein, L)、新黄质(neoxanthin, N)等,一般而言, Xan 主要指 V + A + Z, V、A、Z 三者可以相互转化,称之为叶黄素循环,叶黄素循环的热耗散是其防御光破坏的主要功能<sup>[2,49]</sup>。其中 L 位于 PSII 的 LHCII 含有叶绿素 a 的区域, A 由  $\beta$ -Car 羟基化反应形成,再经中间产物 A 转化为 Z,这说明叶黄素循环与  $\beta$ -Car 有着密切的关系<sup>[26,50]</sup>。当光能过剩时, V 在紫黄质脱环氧化酶(VDE)的作用下,经 A 转化为 Z, Z 在叶黄素循环耗散光能的过程中起着关键的作用,它可以直接猝灭激发态的叶绿素或改变类囊体膜的流动性或者促进 LHCII 聚集来增加非辐射能量的耗散,所以 A 和 Z 也被称为热散逸色素<sup>[51]</sup>,而  $(A + V) / (A + V + Z)$  被称为叶黄素循环热耗散转换率。当光能不过剩时, Z 在玉米黄质环氧化酶(ZE)作用下经 A 转化为 V,此时 Z 含量减少而 V 含量增加。作为植物中关键的热耗散机制,叶黄素循环是植物对不同光环境的即时响应和重要的光抑制防御机制<sup>[2]</sup>。大量研究表明,光强越强,类胡萝卜素总量越高,其中的胡萝卜素( $\alpha$ -Car 和  $\beta$ -Car)和叶黄素类(V、A、Z 和 L)含量也越高,叶黄素循环越活跃, Z 含量相对也较高,  $(A + V) / (A + V + Z)$  越大,即叶黄素循环热耗散转化率越大<sup>[2, 45-46, 52]</sup>。

研究表明,光合器官中以非光化学猝灭系数(NPQ)为代表的热耗散强度与叶黄素循环的脱环氧化状态成正相关<sup>[53-54]</sup>,但也有很多实验发现, NPQ 和叶黄素循环之间没有正比例关系<sup>[55-56]</sup>。还有研究表明,叶黄素循环中 Z 的形成与 qE 水平成正比,这说明 Z 的合成与 qE 的形成直接相关<sup>[57]</sup>。显然,光能有效的热耗散需要各种光抑制防御机制的协同作用,叶黄素循环热耗散虽然在植物适应光抑制的过程中较为关键,但也离不开与之有着密切联系的 qE、 $\beta$ -Car 和叶绿素等。

### 3.3 D1 蛋白周转

植物叶绿体的 PS II 是由多蛋白亚基构成的复合体,在构成 PS II 的 30 多种蛋白质中,对逆境响应最敏感的 D1 蛋白是叶绿体基因组编码的蛋白中周转最快的蛋白质,被众多学者视为最重要的 PS II 蛋

白<sup>[26,51]</sup>。通常,即使发生光抑制, D1 蛋白的合成与降解也处于平衡状态,一般观察不到 D1 蛋白的净损失,只有在严重的环境胁迫下, D1 蛋白的合成速率小于其降解速率,这时才会发生 D1 蛋白的净损失。D1 蛋白的含量可较好地反映出植物发生光抑制的程度<sup>[26,58]</sup>。在 D1 蛋白迅速周转的期间,一些叶绿素分子可能以游离态存在,在光下这些叶绿素分子很容易与分子氧作用,形成 $^1O_2$ ( $^1O_2$  是强氧化剂,它会破坏附近的蛋白质和色素分子)。而一些核编码的类囊体膜蛋白,即早期光诱导蛋白(ELIP)可暂时结合这些游离态的叶绿素分子,叶黄素能够迅速猝灭这些激发态的叶绿素<sup>[26,30]</sup>。ELIP 通过对光能的热耗散防止了过量光能对反应中心造成破坏。在不同的环境胁迫下(如光、热、干旱等),植物可以通过不同的途径来活化编码 ELIP 的基因并进行转录。但并非所有的 ELIP 都由核基因编码,有些植物的 ELIP 基因存在于叶绿体基因组中<sup>[26,59]</sup>。可以看到,核基因编码(或叶绿体基因编码)的 ELIP 与 D1 蛋白以及光合色素协调完成过剩光能热耗散的过程中,形成了一个完整的光抑制防御体系。虽然 20 世纪 80 年代以来,光合作用的光抑制成为光合作用研究领域的一个热门课题,但其分子机制仍不明确<sup>[26]</sup>,也就是说光抑制的研究空间还很大,需要不断地对其进行探索。

值得指出的是,不少人把光抑制看成是 D1 蛋白的损失,但目前还没有自然条件下光抑制导致 D1 蛋白损失的直接证据。这反映了室内研究与田间研究的严重脱节,在早期的研究中,对实验材料人工施加特殊胁迫,如强于太阳光的强光处理(在自然界植物不可能遇到),这时造成的光抑制往往是光合机构的破坏,主要是 D1 蛋白的损失。基于室内研究的观念不一定符合自然条件下光抑制的实际情况。近年来,大量研究结果已表明,在没有严重的其他环境胁迫(如低温或干旱等)同时存在的自然条件下,强光下的光抑制往往是植物加强运转热耗散反映的过程,而不是光合机构的破坏<sup>[26-28, 32]</sup>。

### 3.4 活性氧(ROS)清除系统和光呼吸

如前所述,光合机构的热耗散过程是植物主要的光抑制防御机制,但其他机制也在光抑制防御中起着重要作用。在捕光复合体吸收的过量光引起反应中心的次级光破坏时,会产生活性氧抑制 D1 蛋白的合成,从而抑制被破坏的 PSII 的修复,此时植

物可通过活性氧清除系统和光呼吸等途径来减轻或防止光破坏<sup>[26,34]</sup>。植物细胞中的活性氧清除系统主要包括超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)、单脱氢抗坏血酸还原酶(monodehydroascorbate reductase, MDAR)、脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase, DHAR)等,这些抗氧化剂可以延迟或防止活性氧对光合机构的破坏<sup>[26]</sup>。强光易引起叶片的光抑制,若达到光系统被严重破坏的程度,则说明叶片的能量耗散途径受到抑制<sup>[50]</sup>。光能过剩使PSI和PSII的ROS(reactive oxygen species)产生加速,ROS的大量积累一方面直接氧化破坏PSII而加重光抑制,另一方面通过抑制光破坏的PSII修复而加速光抑制过程,植物为了避免光氧化胁迫,叶绿体会通过多种酶促反应和抗氧化剂清除活性氧<sup>[26, 50, 60-63]</sup>。

光呼吸与光合作用的方向恰好相反,是在光下吸收O<sub>2</sub>,释放CO<sub>2</sub>。光呼吸会使植物的净碳收益减少20%~50%,在光呼吸过程中,1,5-二磷酸核酮糖(Ribulose-1,5-disphosphate, RuBP)氧化的产物磷酸乙醇酸经过一系列的氧化反应,一部分会氧化成CO<sub>2</sub>释放,另一部分会转化为磷酸甘油酸回到光合碳还原循环中,构成光呼吸碳氧循环(PCOC)<sup>[26, 50]</sup>。由此看到,光呼吸不仅可以部分地回收RuBP氧化造成的碳损失,而且可以耗散过量的光能<sup>[26, 50, 64]</sup>。Kozaki和Takeba(1996)用基因烟草实验证明,光呼吸可使C<sub>3</sub>植物免遭光氧化的破坏<sup>[65]</sup>。另外,光呼吸还可以通过加速磷再生而避免光合作用的磷限制,从而避免过量光能的破坏<sup>[66]</sup>。

#### 4 臭柏光抑制响应机制研究现状和展望

近年来,对臭柏的研究报道虽然较多,但对臭柏光抑制防御机制的研究却较少。笔者研究了不同光照和水分条件下三年生臭柏实生苗的光化学效率及色素组成,发现77%透光区通过增加(A+V+Z)和(A+Z)的含量、升高Chla/Chlb、(A+V+Z)/(Chla+Chlb)和(A+V)/(A+V+Z)的比值来耗散过剩光能,避免光破坏。25%透光区的色素含量随水分条件的变化而迅速发生改变。10%透光区通过增加

Chlb含量来捕捉更多的光能,几乎不存在光抑制。毛乌素臭柏通过光合色素热耗散来适应不同的光照和水分条件,在恶劣的沙漠环境中完成天然更新并形成独特的群落景观<sup>[2]</sup>。黄秋娴等分析了不同光照下铁尾矿基质上二年生臭柏实生苗叶片原初光化学反应的差异,结果表明臭柏通过增加非辐射能量耗散途径来抵御光抑制<sup>[19]</sup>。赵顺等通过研究不同光照下在铁尾矿基质上二年生臭柏实生苗叶片的色素含量和光合特性,发现Chla、Chlb和叶绿素总量均随着透光率增加而减小,Chla/Chlb则随着透光率的增大而呈上升趋势(笔者与其研究结果一致);臭柏通过调节光合速率和水分利用效率来适应不同的光照条件<sup>[24]</sup>。

臭柏在更新过程中,从具阴生植物特点的幼苗阶段逐渐适应强光,成长为具阳生植物特点的成年臭柏,其中是否发生了光抑制的两种情况,即可恢复的光抑制和不可恢复的光破坏,其应对机制如何,都是值得探究的问题。目前有关臭柏光抑制防御机制方面的相关研究处于初步探索阶段,已有臭柏通过光合色素和非光化学猝灭(qE)应对光抑制的研究报道<sup>[2, 24]</sup>,但运作机理仍不清楚,且其他光抑制防御机制,如光呼吸、ROS清除系统、电子传递和D1蛋白周转等如何在臭柏光抑制防御系统中发挥作用,而各机制间的关系又如何,都值得去探究。总体而言,对臭柏光抑制防御机制的研究还很匮乏,臭柏应对光抑制的生理机理和分子机制尚不明确,从分子层面研究毛乌素沙地臭柏抵御光抑制的机制可揭示臭柏是如何通过光抑制防御机制来适应恶劣的沙漠环境,这不仅能为臭柏在荒漠化土地造林、退化生态系统恢复和干旱、半干旱地区园林绿化的应用提供理论依据<sup>[2]</sup>,同时也为深入研究植物光抑制防御理论提供基础的参考依据。

#### 参考文献(References):

- [1] 王林和,党宏忠,张国盛,等.中国天然臭柏群落的分布与生物量特征[J].内蒙古农业大学学报(自然科学版),2014,35(1):37-45. [Wang Linhe, Dang Hongzhong, Zhang Guosheng, et al. Distribution and biomass of natural *Juniperus sabina* community in China [J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition), 2014, 35(1): 37-45.]
- [2] 张金玲,程达,李玉灵,等.光和水胁迫对臭柏实生幼苗光化学效率及色素组成的影响[J].植物学报,2017,52(3):278-289. [Zhang Jinling, Cheng Da, Li Yuling, et al. Effect of light and

- water stress on photochemical efficiency and pigment composition of *Sabina vulgaris* seedlings[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2017, 52(3): 278–289.]
- [3] 李晨阳, 高慧, 陈燕, 等. HPLC 测定不同产地新疆圆柏中的槲皮苷[J]. 华西药学杂志, 2015, 30(6): 720–721. [Li Chenyang, Gao Hui, Chen Yan, et al. Determination of quercitrin in *Juniperus sabina* from the different habitats by HPLC[J]. West China Journal of Pharmaceutical Sciences, 2015, 30(6): 720–721.]
  - [4] Zhang H, Shi X, Wang L, et al. Antibacterial effect of waste liquor of essence oil extraction from *Sabina vulgaris* ant in foods[J]. Agricultural Science & Technology, 2016, 17(2): 414–416.
  - [5] 赵媛媛, 丁国栋, 高广磊, 等. 毛乌素沙区沙漠化土地防治区划[J]. 中国沙漠, 2017, 37(4): 635–643. [Zhao Yuanyuan, Ding Guodong, Gao Guanglei, et al. Regionalization for aeolian desertification control in the Mu Us sandy land region, China[J]. Journal of Desert Research, 2017, 37(4): 635–643.]
  - [6] 红雨. 毛乌素沙地臭柏群落不同演替阶段生理生态学特性的研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2006. [Hong Yu. Study on the Ecophysiology of *Sabina vulgaris* Eommunity at the Different Successional Stages in Mu Us Sandland[D]. Huhhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2006.]
  - [7] 赵娜, 古松, 刘龙会, 等. 沙地柏(*Sabina vulgaris* Antoine)的研究进展[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2010, 31(1): 311–318. [Zhao Na, Gu Song, Liu Longhui, et al. Advances in *Sabina vulgaris* Antoine[J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition), 2010, 31(1): 311–318.]
  - [8] 刘冠志, 李青丰, 贺威, 等. 毛乌素沙地 3 种主要植物群落的阻沙效益[J]. 水土保持通报, 2016, 36(2): 234–238. [Liu Guanzhi, Li Qingfeng, He Wei, et al. Efficiency of sand resistance of three main plant communities Mu Us Sandlan[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2016, 36(2): 234–238.]
  - [9] 呼格吉勒图. 毛乌素沙地湿地植被特征与生态功能[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2012. [Hu Gejiletu. Characteristics and Ecological Function of Vegetation of Wetland in Mu Us Sandy Land[D]. Huhhot: Inner Mongolia University, 2012.]
  - [10] 于洋. 高寒沙地不同林龄乌柳人工防护林固碳功能[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2013. [Yu Yang. Carbon Sequestration of the Artificial Shelterbelt *Salix cheilophila* Plantation with Different Stand Age in High-cold Sandy Land[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2012.]
  - [11] 杨雪梅, 杨太保, 刘海猛, 等. 气候变暖背景下近 30 a 北半球植被变化研究综述[J]. 干旱区研究, 2016, 33(2): 379–391. [Yang Xuemei, Yang Taibao, Liu Haimeng, et al. Vegetation variation in the north hemisphere under climate warming in the last 30 years[J]. Arid Zone Research, 2016, 33(2): 379–391.]
  - [12] 王睿, 周立华, 陈勇, 等. 库布齐沙漠机械防沙措施的防护效益[J]. 干旱区研究, 2017, 34(2): 330–336. [Wang Rui, Zhou Lihua, Chen Yong, et al. Wind-blown sand control effect of sand barriers used in the Hobq Desert[J]. Arid Zone Research, 2017, 34(2): 330–336.]
  - [13] 张国盛, 王哲, 王林和, 等. 毛乌素沙地天然臭柏居群有性更新幼苗动态研究[J]. 林业科学, 2006, 42(5): 62–67. [Zhang Guosheng, Wang Zhe, Wang Linhe, et al. Regenerative seedlings dynamics of natural *Sabina vulgaris* community in Mu Us Sandland[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2006, 42(5): 62–67.]
  - [14] 张国盛. 毛乌素沙地臭柏生态生理特性及其群落稳定性[D]. 北京: 北京林业大学, 2004. [Zhang Guosheng. The Eco-physiological Characteristics and Community Stability of *Sabina vulgaris* in Mu Us Sandland[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2004.]
  - [15] 王林和. 臭柏生理生态学特性及种群恢复与重建[M]. 北京: 科学出版社, 2011, 13–20. [Wang Linhe. The Physiological and Ecological Characteristics and Community Restoration and Reconstruction of *Sabina vulgaris* [M]. Beijing: Science Press, 2011, 13–20.]
  - [16] 冯玉静. 毛乌素沙地东南缘沉积物光释光测年与环境变迁研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2015. [Feng Yujing. Luminescence Dating of Sediments from SE Margin of Mu Us Sandy Land and Implications for Environment Change[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2015.]
  - [17] 徐丹丹, 尹立河, 侯光才, 等. 毛乌素沙地旱柳和小叶杨树干液流密度及其与气象因子的关系[J]. 干旱区研究, 2017, 34(2): 375–382. [Xu Dandan, Yin Lihe, Hou Guangcai, et al. Relationships between sap flow densities in tree trunks of *Salix matsudana* and *Populus simonii* and meteorological factors in the Mu Us Sandland[J]. Arid Zone Research, 2017, 34(2): 375–382.]
  - [18] 秦艳. 毛乌素沙地臭柏、油蒿细根的生产与周转[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2008. [Qin Yan. Fine Root Production and Turnover of *Sabina vulgaris* and *Artemisia ordosica* in Mu Us Sandland[D]. Huhhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2008.]
  - [19] 黄秋娟, 赵顺, 刘春梅, 等. 遮荫处理对铁尾矿基质臭柏实生苗快速叶绿素荧光特性的影响[J]. 林业科学, 2015, 51(6): 17–26. [Huang Qiujian, Zhao Shun, Liu Chunmei, et al. Effects of shading treatments on chlorophyll fluorescence characteristics of *Sabina vulgaris* seedlings grown in iron tailings media[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2015, 51(6): 17–26.]
  - [20] 赵秀莲. 不同年龄沙地柏抗旱生理特性的差异研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2007. [Zhao Xiulian. Age-based Variation of Drought-resistance for *Juniperus sabina*[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2007.]
  - [21] 郭秀艳. 臭柏、油松精油的提取与抑菌活性[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2009. [Guo Xiuyan. The extraction and antibacterial affect of *Sabina vulgaris* Ant. and *Pinus tabulaeformis* Carr. [D]. Huhhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2009.]
  - [22] 李玉灵, 朱帆, 王俊刚, 等. 水分胁迫下臭柏(*Sabina vulgaris* Ant.) 光合特性和色素组成的季节变化[J]. 生态学报, 2009, 29(8): 4346–4352. [Li Yuling, Zhu Fan, Wang Jungang, et al. Seasonal changes of photosynthetic characteristics and pigment composition of *Sabina vulgaris* Ant. under water stress[J]. Acta Ecologica sinica, 2009, 29(8): 4346–4352.]
  - [23] 刘建锋, 赵秀莲, 江泽平. 不同年龄沙地柏生理生态特性差异



- 研究[J]. 西北林学院学报, 2011, 26(3): 17 – 20. [Liu Jianfeng, Zhao Xiulian, Jiang Zeping. Comparison on several physiological characteristics in *Sabina vulgaris* seedlings of different ages [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2011, 26(3): 17 – 20. ]
- [24] 赵顺, 黄秋娟, 李玉灵, 等. 遮荫处理对臭柏幼苗光合特性的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(8): 1 994 – 2 002. [Zhao Shun, Huang Qiuxian, Li Yuling, et al. Effects of shading treatments on photosynthetic characteristics of *Juniperus sabina* Ant. seedlings [J]. Acta Ecologica sinica, 2014, 34(8): 1 994 – 2 002. ]
- [25] Ishii Y, Sakamoto K, Yamanaka N, et al. Light acclimation of needle pigment composition in *Sabina vulgaris* seedlings under nurse plant canopy[J]. Journal of Arid Environments, 2006, 67(3): 403 – 415.
- [26] 许大全. 光合作用学[M]. 北京: 科学出版社, 2013, 187 – 200. [Xu Daquan. Photosynthology [M]. Beijing: Science Press, 2013, 187 – 200. ]
- [27] 张有福, 陈春艳, 陈拓, 等. 2 种圆柏属植物叶绿素荧光对季节变化的响应特征[J]. 植物研究, 2010, 30(3): 289 – 293. [Zhang Youfu, Chen Chunyan, Chen Tuo, et al. Chlorophyll fluorescence characteristics in response to seasonal variations in two *Sabina* trees[J]. Bulletin of Botanical Research, 2010, 30(3): 289 – 293. ]
- [28] 许大全. 植物光胁迫研究中的几个问题[J]. 植物生理学通讯, 2003, 39(5): 493 – 495. [Xu Daquan. Several problems in the research of plant light stress[J]. Plant Physiology Communications, 2003, 39(5): 493 – 495. ]
- [29] Larcher W. Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups[M]. New York: Springer Science & Business Media, 2003.
- [30] 颜敏华, 张继澍, 郁继华, 等. D1 蛋白周转和叶黄素循环在青花菜叶片强光破坏防御中的作用[J]. 中国农业科学, 2009, 42(5): 1 582 – 1 589. [Jie Minhua, Zhang Jishu, Yu Jihua, et al. The role of D1 protein turnover and xanthophylls cycle in protecting photosynthetic apparatus of Broccoli leaves against photodamage [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(5): 1 582 – 1 589. ]
- [31] Umena Y, Kawakami K, Shen J R, et al. Crystal structure of oxygen – evolving photosystem II at a resolution of 1.9 [J]. Nature, 2011, 473(7345): 55.
- [32] 许大全, 张玉忠, 张荣铤. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学通讯, 1992, 28(4): 237 – 243. [Xu Daquan, Zhang Yuzhong, Zhang Rongxian. Photoinhibition of photosynthesis plants [J]. Plant Physiology Communications, 1992, 28(4): 237 – 243. ]
- [33] 周振翔, 李志康, 陈颖, 等. 叶绿素含量降低对水稻叶片光抑制与光合电子传递的影响[J]. 中国农业科学, 2016, 49(19): 3 709 – 3 720. [Zhou Zhenxiang, Li Zhikang, Chen Ying, et al. Effects of Reduced chlorophyll content on photoinhibition and photosynthetic electron transport in rice leaves[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2016, 49(19): 3 709 – 3 720. ]
- [34] Blankenship R E, Chen M. Spectral expansion and antenna reduction can enhance photosynthesis for energy production[J]. Current opinion in chemical biology, 2013, 17(3): 457 – 461.
- [35] 代欣, 胡举伟, 张秀丽, 等. 植物光合机构对光环境的适应机制: 状态转换[J]. 应用生态学报, 2016, 27(5): 1 674 – 1 682. [Dai Xin, Hu Juwei, Zhang Xiuli, et al. Adaptive mechanism of photosynthetic apparatus of plants to light environment: State transition [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(5): 1 674 – 1 682. ]
- [36] 付忠, 谢世清, 徐文果, 等. 不同光照强度下谢君魔芋的光合作用及能量分配特征[J]. 应用生态学报, 2016, 27(4): 1 177 – 1 188. [Fu zhong, Xie Shiqing, Xu Wenguo, et al. Characteristics of photosynthesis and light energy partitioning in *Amorphophallus xiei* grown along a light – intensity gradient [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(4): 1 177 – 1 188. ]
- [37] 高杰, 张仁和, 王文斌, 等. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光系统 II 性能的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(5): 1 391 – 1 396. [Gao Jie, Zhang Renhe, Wang Wenbin, et al. Effects of drought stress on performance of photosystem II in maize seedling stage [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(5): 1 391 – 1 396. ]
- [38] Hager A, Holocher K. Localization of the xanthophyll – cycle enzyme violaxanthin de – epoxidase within the thylakoid lumen and abolition of its mobility by a (light – dependent) pH decrease [J]. Planta, 1994, 192(4): 581 – 589.
- [39] Qin X, Suga M, Kuang T, et al. Structural basis for energy transfer pathways in the plant PSI – LHCI supercomplex [J]. Science, 2015, 348(6238): 989 – 995.
- [40] Shen J R. The structure of photosystem II and the mechanism of water oxidation in photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Biology, 2015, 66: 23 – 48.
- [41] 郭春爱. 低叶绿素 b 对水稻光合机构及其热稳定性的影响 [D]. 南京: 南京农业大学, 2007. [Guo Chun'ai. Effects of Low Content Chlorophyll b on Photosynthetic Apparatus and Thermostability in Rice [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2007. ]
- [42] 郭春爱, 刘芳, 许晓明. 叶绿素 b 缺失与植物的光合作用[J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(5): 967 – 973. [Guo Chun'ai, Liu Fang, Xu Xiaoming. Chlorophyll – b deficient and photosynthesis in plants [J]. Plant Physiology Communications, 2006, 42(5): 967 – 973. ]
- [43] Croce R. A close view of photosystem I [J]. Science, 2015, 348(6238): 970 – 971.
- [44] 陈新斌. 海水胁迫下菠菜叶片叶黄素循环调控叶绿素代谢的机理研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2013. [Chen Xinbin. The Mechanism of Xanthophyll Cycle Regulation on Chlorophyll Metabolism of *Spinach* Leaves under Seawater Stress [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2013. ]
- [45] 吴甘霖, 羊礼敏, 段仁燕, 等. 遮荫对大别山五针松幼苗光合色素和光合作用的影响[J]. 安庆师范学院学报(自然科学版), 2016, 22(3): 106 – 110. [Wu Ganlin, Yang Limin, Duan renyan, et al. Shading on the Photosynthetic Physiological Characteristics and Photosynthetic Pigments of *Pinus dabeshanensis* Seedlings [J].

- Journal of Anqing Teachers College ( Natural Science Edition ), 2016,22(3):106-110. ]
- [46] 谢红英,郭春晓,田素波,等. 温光交叉胁迫对日本红枫叶片叶绿素荧光和叶黄素循环的影响[J]. 山东农业科学,2017,5:14-17. [ Xie Hongying, Guo Chunxiao, Tian Subo, et al. Effects of intercross stress by temperature and light on chlorophyll fluorescence and xanthophyll cycle in *Acerpalmatum atropurpureum* Leaves[J]. Shandong Agricultural Sciences,2017,5:14-17,36. ]
- [47] 田艳春. 不同遮荫时间对萝卜幼苗生长及叶绿素含量的影响[J]. 赤峰学院学报(自然科学版),2016,32(11):14-16. [ Tian Yanchun. Effects of different shading time on radish seedling growth and chlorophyll content[J]. Journal of Chifeng College ( Natural Science Edition ),2016,32(11):14-16. ]
- [48] van Amerongen H, Croce R. Light harvesting in photosystem II [J]. Photosynthesis Research,2013,116(2/3):251-263.
- [49] 陶宗娅,邹琦. 植物光合作用光抑制分子机理及其光保护机制[J]. 西南农业学报,1999,12(s2):9-18. [ Tao Zongya, Zou Qi. Molecular mechanisms of photodamage and protective mechanism against photoinhibition and photodamage in photosynthetic apparatus of higher plant[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences,1999,12(Suppl. 2):9-18. ]
- [50] 贾虎森,韩亚琴. 高等植物光合作用的光抑制研究进展[J]. 植物学通报,2000,17(3):218-224. [ Jia Husen, Han Yaqin. Advances in studies on photoinhibition in photosynthesis of higher plants[J]. Chinese Bulletin of Botany,2000,17(3):218-224. ]
- [51] 王强,温晓刚,张其德. 光合作用光抑制的研究进展[J]. 植物学通报,2003,20(5):539-548. [ Wang Qiang, Wen Xiaogang, Zhang Qide. Progress in studies on photoinhibition [J]. Chinese Bulletin of Botany,2003,20(5):539-548. ]
- [52] 孙艳,徐伟君,范爱丽. 高温强光下水杨酸对黄瓜叶片叶绿素荧光和叶黄素循环的影响[J]. 应用生态学报,2006,17(3):399-402. [ Sun Yan, Xu Weijun, Fan Aili. Effects of salicylic acid on chlorophyll fluorescence and xanthophyll cycle in cucumber leaves under high temperature and strong light[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2006,17(3):399-402. ]
- [53] Müller P, Li X P, Niyogi K K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy [J]. Plant Physiology, 2001, 125(4):1558-1566.
- [54] Gilmore A M. Xanthophyll cycle-dependent nonphotochemical quenching in photosystem II; mechanistic insights gained from *Arabidopsis thaliana* L. mutants that lack violaxanthin deepoxidase activity and/or lutein[J]. Photosynthesis Research,2001,67(1/2):89-101.
- [55] Leipner J, Stamp P, Fracheboud Y. Artificially increased ascorbate content affects zeaxanthin formation but not thermal energy dissipation or degradation of antioxidants during cold-induced photooxidative stress in maize leaves [J]. Planta, 2000, 210(6):964-969.
- [56] Xu C C, Kuang T, Li L, et al. D1 protein turnover and carotene synthesis in relation to zeaxanthin epoxidation in rice leaves during recovery from low temperature photoinhibition[J]. Functional Plant Biology,2000,27(3):239-244.
- [57] 赵顺. 遮荫处理对臭柏实生苗光合特性和快速叶绿素荧光特征的影响[D]. 保定:河北农业大学,2014. [ Zhao Shun. Effects of Shading Treatments on Photosynthetic Characteristics and Chlorophyll a Fluorescence Transient of *Sabina vulgaris* Seedlings[D]. Baoding: Agricultural University of Hebei,2014. ]
- [58] 张会慧,张秀丽,李鑫,等. 盐胁迫下桑树叶片 D1 蛋白周转和叶黄素循环对 PS II 的影响[J]. 林业科学,2013,49(1):99-106. [ Zhang Huihui, Zhang Xiuli, Li Xin, et al. Role of D1 protein turnover and xanthophylls cycle in Protecting of photosystem II functions in leaves of *Morus alba* under NaCl Stress[J]. Scientia Silvae Sinicae,2013,49(1):99-106. ]
- [59] Büchel C. Evolution and function of light harvesting proteins[J]. Journal of plant physiology,2015,172:62-75.
- [60] 王芳,杨莎,郭峰,等. 钙对花生幼苗生长、活性氧积累和光抑制程度的影响[J]. 生态学报,2015,35(5):1496-1504. [ Wang Fang, Yang Sha, Guo Feng, et al. Effects of calcium on peanut (*Arachis hypogaea* L.) seedling growth, accumulation of reactive oxygen species and photoinhibition [J]. ACTA ECOLOGICA SINICA,2015,35(5):1496-1504. ]
- [61] Asada K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions [J]. Plant Physiology, 2006, 141(2):391-396.
- [62] Nishiyama Y, Allakhverdiev S I, Murata N. A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. Biochimica et Biophysica Acta ( BBA ) - Bioenergetics [J], 2006, 1757(7):742-749.
- [63] 秦立琴,张悦丽,郭峰,等. 强光下高温与干旱胁迫对花生光系统的伤害机制[J]. 生态学报,2011,31(7):1835-1843. [ Qin Liqin, Zhang Yueli, Guo Feng, et al. Damaging mechanisms of peanut (*Arachis hypogaea* L.) photosystems caused by high-temperature and drought under high irradiance[J]. Acta Ecologica sinica,2011,31(7):1835-1843. ]
- [64] 郭玉朋. 植物光呼吸途径研究进展[J]. 草业学报,2014,23(4):322-329. [ Guo Yupeng. A study on advances in plant photorespiration[J]. Acta Prataculturae Sinica,2014,23(4):322-329. ]
- [65] Kozaki A, Takeba G. Photorespiration protects C3 plants from photooxidation[J]. Nature,1996,384(6609):557-560.
- [66] 郭连旺,许大全,沈允钢. 棉花叶片光合作用的光抑制和光呼吸的关系[J]. 科学通报,1995,40(20):1885-1888. [ Guo Li-anwang, Xu Daquan, Shen Yungang. Relationship between photoinhibition of photosynthesis and Photorespiration in leaves of cotton [J]. Chinese Science Bulletin,1995,40(20):1885-1888. ]



## Significance of the Photoinhibition Response Mechanism Research of *Sabina vulgaris* Ant. in Mu Us Sandland

ZHANG Jin – ling, CHEN Hai – peng, CHEN Da, LI Yu – ling

(College of Forestry, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071000, China)

**Abstract:** Photoinhibition is common in plants which grow under natural conditions. For the duration of species, plants have developed a variety of photoinhibition defense mechanisms during their long – term adaptation and evolution, such as exercise to avoid light by leaves and chloroplasts, photorespiration, active oxygen scavenging system, the conversion of light harvesting pigment, protection by phenolic compounds (for example, Anthocyanin), increasing non – photochemical dissipation, depending on the xanthophyll cycle thermal dissipation, and accelerating the turnover of D1 protein and so on. *Sabina vulgaris* Ant. is the only natural evergreen coniferous shrub in Mu Us Sandland, it has a strong vitality, a wide range of fitness, good ecological function and high medical value. It is true that the photoinhibition defense mechanisms such as heat dissipation mechanisms must play an important role during *Sabina vulgaris* Ant. 's natural regeneration in the desert with strong light environment. In this paper, the photoinhibition of plants and the main photoinhibition defense mechanisms in plants under strong light were reviewed. Light energy is the power source and the basic driving force of photosynthesis, energy shortage will restrict photosynthesis, and photoinhibition of photosynthesis caused by light energy excess that exceeding photosynthesis need, even causing the photosynthetic apparatus of light damage. Under strong light stress, photosynthetic pigment antenna absorbed excess solar light will cause photoinhibition, and then affect the photosynthetic metabolism. Although the light is the direct reason of plant photoinhibition, drought and low or high temperature stress causing by saline and seasonal change will indirectly lead to plant photoinhibition. Light intensity, plant age and the type or status of leaf determine whether the leaves deserve the light stress or not, and how much strong the photoinhibition is. There are two situation for photoinhibition; one case is that plant can recover after suffering photoinhibition, strong light provide photochemical more than the leaf photosynthesis can use, and photosynthesis process overload could cause lower photonutilization and lower photosynthetic quantum yield, this situation often occur in the sun plants, which depend on the energy dissipation mechanism mainly occurring in photosystem II (PSII) reversible inactivation and relating to the light harvesting complex LHCII (Light – harvesting complex II) reversible detachment. The other one is that plant can not recover after suffering photoinhibition called photodamage, extremely high radiation will damage photosynthetic pigment and thylakoid structure, this case often occur in the shade plants, which causing photosynthetic organ damage, which mainly is the PSII's irreversible damage, including the damage, degradation and failure net loss of D1 protein which is core components in PSII reaction center complex. The present research and prospect of the photoinhibition defense mechanisms in *Sabina vulgaris* were briefly summarised. In recent years, although there are many research reports about *Sabina vulgaris*, the research on photoinhibition defense mechanism of *Sabina vulgaris* is less. In general, the research about photoinhibition defense mechanisms of *Sabina vulgaris* still remains at preliminary exploration stage and how *Sabina vulgaris* defended the photoinhibition by photosynthetic physiological and molecular mechanisms was not clear. To research the photoinhibition defense mechanisms of *Sabina vulgaris* from the molecular level can reveal how *Sabina vulgaris* adapt to the harsh desert environment by photoinhibition defense mechanisms.

**Key words:** *Sabina vulgaris* Ant.; photoinhibition; heat dissipation mechanisms; xanthophyll cycle; Mu Us Sandland